

耗散结构、等级系统理论与生态系统

邬建国 (美国迈阿密大学植物系)

【摘要】 耗散结构理论与其他热力学概念一起,可以解释生态学中的许多现象。生态系统是耗散系统,用耗散结构理论来分析和讨论生态平衡等问题更为合理、准确。等级系统理论是为理解和研究高度复杂系统而发展起来的系统理论。等级系统理论为研究生态系统的行为和特征提供了客观的、适用的概念构架和实践指南,并为生态系统科学的统一性理论的形成开辟了广阔前景。本文拟就耗散结构理论和等级系统理论的主要内容及其在生态学中的应用作一介绍和讨论。

关键词 耗散结构 分层稳定性 生态复杂性 中数系统 等级系统 生态系统

Dissipative structure, hierarchy theory and ecosystems. Wu Jianguo (Miami University, Oxford, OH 45056 U.S.A.). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 1991, 2(2): 181-186.

Dissipative structure is a far-from-equilibrium new metastable state in the non-linear region of an open system, derived from and maintained by constant negentropy flow from the environment. The theory of dissipative structure, with other thermodynamic concepts, may be used to interpret ecological phenomena. Ecosystem is dissipative system and, therefore, it may be more appropriate to analyze and tackle problems such as ecological balance in terms of the theory of dissipative structure. Hierarchy theory has been developed to deal with complex systems. The theory asserts that the organization of a system lies in the differences among its process rates. Ecological systems are medium-number, hierarchical systems. The theory of dissipative structure and the stratified stability hypothesis lay the foundation for the development of hierarchical structure of ecological systems. Hierarchy theory provides an objective conceptual framework and a practical guideline for studying the behavior and other characteristics of ecosystems. It is breaking new ground for developing unifying ecological theories. The purpose of the paper is to review and examine dissipative structure and hierarchy theory in the context of ecosystems. The relevance and applicability of the two theories in ecology are also discussed.

Key words Dissipative structure, Stratified stability, Ecological complexity, Medium-number systems, Hierarchy, Ecosystem.

1 引言

长期以来,生态学一直缺乏象物理、化学等“硬科学”中存在的普遍性规律和统一性理论。这是自生态学问世以来最常见的批评之一^[1]。本世纪20年代时,生态学基本上是一个描述性、经验性学科。今天的生态学仍然深受着自然历史式研究传统的影响。20年代到30

年代是理论生态学(或数学生态学)发展的“黄金时期”,为现代生态学理论奠定了重要基础^[2,24]。60年代和70年代是理论生态学发展的另一个鼎盛期,尤其是群落生态学和生态系统生态学方面得以长足发展。以生态系统生态学(功能生态学或营养生态学)为主体的“新生态学”大大地提高了生态学的学科地位^[8]。理论与实际应用方面的迅速发展,使一些生态学者过分乐观地认为,信息论、控制论、系统论、系统分析和数学模型及模拟技术的引入将会使生态学很快即发展为成熟学科,并由“软

* 迈阿密大学生态学教授 Orié L. Loucks 博士仔细审阅了英文稿,特此深表谢意。

本文于1990年9月24日收到。

科学”转变为“硬科学”^[10]。

然而,这些预言很快即被证明是不现实的。近些年来从数学、物理学、工程学和系统科学引入生态学的理论诸多,而产生的结果常常是有争议的,甚至有错误,这使理论生态学成为有懈可击的对象^[10]。同时,也使不少生态学者对“外来”理论持更为怀疑甚至保守的态度。自然界的异质性、复杂性一次又一次地使生态学中一些著名学说或理论受到挑战,甚至在不同程度上予以否定^[10]。由此,不少人对理论生态学发展前景质疑。虽然具体起始时间难以细定,据植物生态学家、生态历史学权威的分析,生态学现正经历着一个“筑垒防御,自我反思”(Retrenchment, soul searching)阶段。特别是近10年来,生态学者越来越清晰地认识到时空尺度和异质性的重要性。

在生态学中,究竟是否存在一般性理论或统一性理论,能够用来指导和系统化生态学研究呢?我们认为答案应该是肯定的。实际上,生态学校其他学科发展缓慢的重要原因之一就是缺乏统一性理论作指导,缺乏系统的研究方法去依循;那种概而归之于因为学科年轻,或研究对象特殊等说法是不足其由的^[1]。在近期寻求生态学统一理论的研究中,耗散结构理论(Theory of dissipative structure)和等级系统理论(Hierarchy theory)脱颖而出,引人注目。本文拟就这两种理论的基本点及其在生态学中的应用作一讨论。

2 耗散结构理论

非可逆过程热力学主要研究一个系统在近热力学平衡态的线性区域的动态行为。而比利时物理学家Prigogine在非线性和非平衡态热力学方面贡献卓著,并首先提出了耗散结构理论^[11-21,42]。他把系统分为三类:孤立系统(与外界环境既无能量又无物质交换),封闭系统(与环境只有能量交换)和开放系统(与环境既有能量又有物质交换)。在任何系统中,总

熵(系统无序程度的量度)的变化由2个部分组成:

$$dS = dSi + dSe$$

式中 dS 是总熵变化, dSi 是系统内部产生的熵变, dSe 是由于系统与外界环境发生物质或/和能量交换而产生的熵变化。

对于孤立系统而言, dSe 必然是零;对于非孤立系统, dSe 则可能是大于或小于零。无论任何系统, dSi 总是大于或等于零。因为总熵变化是上述2部分的代数和,所以其符号可以是任意。据此,在封闭或开放系统中,总熵变化可能小于零,即熵值呈下降趋势。热力学第二定律认为,系统的熵总是增加的,在平衡态时达到最大值。此时,熵变化为零,系统具有最大无序性。显然,热力学第二定律只适用于孤立系统,不宜用来解释生态系统及有关现象。

虽然 dSe 为零必然导致系统熵或无序性只可能增加,但 dSe 不为零并不能保证系统的熵减小或有序性增加。当 dSe 大于零,来自环境的能量流和物质流增加系统的总熵值,系统加速达到其热力学平衡态,系统的原初结构最终彻底破坏。当 dSe 小于零但很接近于零时,系统总熵的变化将主要取决于其内部熵变化 dSi 。在此情形中,系统最终将仍然达到其热力学平衡态,并不可能产生任何新结构。然而,当 dSe 远远小于零,即系统从外部环境不断通过获得物质和能量吸收负熵流,系统的总熵值将减小,有序性增加,信息(负熵)量增加。在此情况下,一种新的组织结构可能形成,从而使得系统处于一种远离热力学平衡态的亚稳态(Metastable state)。因为这种新的稳定态是靠耗散系统内部不断增加的熵来达到并维持的,故称这种新的稳定结构为耗散结构。耗散结构是系统和环境内相互作用达到某一临界值时出现的有序结构。它的形成是一个由量变到质变,由无序到有序的过程。我们可以将其看

作是一个自组织过程^[18]。根据耗散结构理论, 耗散结构的形成至少要满足下列要求: (1) 系统必须处于远离热力学平衡态的非线性区域, (2) 开放系统, (3) 系统的不同元素之间必须存在有非线性相关作用机制 (如正、负反馈过程等)。

在稳定状态下, 耗散系统的熵发生率小于任何相邻的非稳定态, 即称为最小耗散原理^[20]。这种熵的局部最小化是所有生命有机体存在的重要热力学基础^[21]。系统组分的非线性作用和随机性使耗散结构敏感于小的局部性扰动, 以致于产生涨落现象。在远离平衡态的非线性区, 一个小的随机性涨落可引起自我放大效应, 熵产生率随之增加。直至一个新的稳定态出现, 熵值又重新达到局部最小化。涨落意味着系统的不稳定, 但却是新的耗散结构形成的触发机制或作用杠杆。稳定源于涨落, 有序出自无序。这种自组织过程可以产生所谓的分层稳定性^[18]; 也正是这种过程产生了开放系统的等级结构^[15,21]。

3 作为耗散系统的生态系统

生态系统是耗散系统^[14,19]。首先, 生态系统是开放系统, 它与环境不断发生着能量和物质交换。其次, 所有“活”的生态系统都是远离其热力学平衡态的。平衡意味着生命活动的终止, 生态系统的彻底崩溃。再者, 生态系统中不乏非线性动力学过程, 如种群控制机制, 种间相互作用关系以及生物地球化学过程中的正、负反馈机制等。当生态系统从环境中不断吸取能量和物质时, 系统的总熵减小, 信息量增加, 结构复杂性随之而增加。当生态系统达到顶极状态时, 负熵和有序性达到最大值。这时, 生态系统具有一个远离其热力学平衡态的稳定结构——耗散结构。因此, 通常把这样一种状态称之为“生态平衡”是欠妥的。生态系统在结构和功能方面的有序性和稳定性是靠连续的来自外界的负熵流来维持的。

生态系统的稳定性是通过熵最小化过程实现的。著名生态学家 Margalef(1968) 指出, 在生态系统的演化过程中, 第一性生产力与总生物量的比逐渐减小^[16]。这可解释为作为耗散系统的生态系统将单位生物量的衰变逐渐减小到最低限度, 换言之, 使熵产生率最小化, 从而使系统达到一种稳态^[8]。当一个健康的生态系统受到胁迫或干扰后, 它通常会以增加群落呼吸速率, 提高熵产生率来将系统的无序性“泵”出去^[17]。当新的耗散结构形成后, 系统便又进入稳定态。

熵作为均质性、随机性、不确定性或无序性的量度, 以及负熵, 作为信息、确定性、可预测性、组织性和有序性的量度, 早已引入生态学中^[19]。热力学有序性原理以及生物控制论已被应用到景观生态学和全球生态学领域中^[12-14]。在自然景观中, 来自植物光合作用的高质量、低熵产生率的能量一部分以热量形式在呼吸及其他代谢过程中耗散, 另一部分则进入景观生物量中。景观的组织有序化和信息量将随着食物网络中结构和种类多样性的增加而增加, 同时景观系统的熵产生率不断减小。对于半自然或人工景观系统, 其稳定性更依赖于与外界环境永久性的能量、物质和熵交换^[12,13]。在这类景观中, 尽管有周期性干扰 (如火、放牧、采伐等), 被促进的光合作用可以源源不断地输入负熵流, 而且系统可以利用自由能增加其结构复杂性和生物多样性, 以达到再建系统之目的^[11,21]。这是非自然系统对其多扰动环境的生态适应。然而, 如果干扰太频繁, 太强烈, 这些系统的自组织能力将崩溃, 从而准自动平衡稳定性 (Homeorhetic metastability) 也随之消失^[12,13]。所谓准自动平衡是指系统在受到干扰后, 并不是恢复到先前恒定的平衡点 (即自动平衡, Homeostasis), 而是回到干扰前系统的变化轨道或变化率^[13]。因为准自动平衡只意味着系统返回其先前的“正常”状态, 并不含有唯一平衡态的概念, 所

以比自动平衡在生态学中的应用更为适宜,保护生物多样性,保护自然景观,就是设法减小熵产生量,促进系统的准自动平衡能力。

O'Neill等人(1986)指出,耗散结构理论和分层稳定学说为等级系统高层次的演化提供了充足的理论依据。Prigogine理论可解释开放系统中有序结构是如何按层次演化出来的,而分层稳定学说则阐明了这些结构是如何延续下来,并形成组建更高层次的结构单元。O'Neill等(1986)讨论了一些生态系统超稳态的例子,认为耗散结构是等级组织形成的渊源,而生态系统的分层稳定特征似乎是合乎客观实际的。例如,依赖植物集团(Guild)比组成它的单个种更稳定,可为更高层次的组织的演化充当结构单元。

4 复杂性种类与中数系统

系统的复杂性可根据系统组分的数量、结构特征或功能特征分为不同种类。Weinberg(1975)按照组分数量的不同把系统分为3类:小数、中数和大数系统。小数系统其组分数目少,相互作用形式简单,复杂性最小,表现出有组织简单性。这类系统的研究通常以经典的牛顿力学途径为宜,即考虑少数几个组分及其对应关系,以微分方程来描述其行为。如果系统组分的数目很大,性质相同或相似,而且彼此相对独立,这类系统即为大数简单系统。由这些系统所体现的复杂性称为无组织复杂性或不确定性第一阶段^[18]。牛顿途径对这些大数简单系统来说是不足的,但是统计力学方法可以很有效地发挥作用。中数系统往往是最难分析和量化的系统。这是因为其组分数目对于牛顿力学途径来说太大,但对于统计力学方法而言又太小。这种有组织复杂性显然需要一种不同的研究途径。一般系统论不但可以应用到小数和大数系统,更重要的是可以为分析和研究中数系统提供为数尚乏的方法之一^[1]。经典的控制论方法,由于强调系统平衡态而使

其应用受到限制;而等级系统理论为研究中数系统提供了更有效、更一般的途径。

由上述而知,虽然系统的复杂性随着其组分的数目增加呈增加趋势,但组分间的相互作用关系会起到更重要的作用。例如,一个具有复杂非线性关系的小数系统可以表现出很大的复杂性,而大数复杂系统(对应于大数简单系统)则呈现更大的复杂性。由于系统的复杂性种类和程度不一样,研究途径也应该不同。虽然研究某一种系统的方法不是唯一的,但亦绝非是任意的。而等级系统理论正是在人们认识和理解系统复杂性的过程中应运而生的途径之一。

5 等级系统理论

等级系统理论是由H. H. Pattee和H. A. Simon等以一般系统论、数学和哲学为基础,于本世纪60、70年代发展起来的^[10]。但直至80年代,该理论才在生态学中逐渐受到重视并有较明确和全面的阐述。近年来,许多学者把该理论视为解脱束缚生态学发展因素的新概念构架^[10]。

等级系统可理解为一个由若干有秩序的层次所组成的系统。从低层次到高层次,行为或过程的速率依次减小,即高层次以慢行为为特征,而低层次以快行为为特征。等级系统理论的核心观点之一是,系统的组织性来自于各层次间的过程速率的差异^[14]。等级系统具有垂直结构和水平结构。就其垂直结构而言,有巢式和非巢式等级系统。在巢式等级系统中,高层次由低层次组成,二者具有包含与被包含的关系(如分类等级系统)。在非巢式系统中,高层次与低层次具有不同实体,因此不具有包含与被包含的关系(如社会等级系统中的许多例子)。巢式系统中的高层次可由低层次的特征来推测,而非巢式系统中则不能,但高层次超特征(Emergent properties)现象更易观察到^[1]。每一个层次由不同的亚系统或整体元(Holons)组成。整体元具有两面性或双向性,

即对其低层次表现出自我包含的整体特性, 对其高层次则表现出属从组分的受约特性。必须指出, 等级系统垂直结构层次的离散性是人们感性认识的产物。这种划分方法有时给分析和研究系统带来方便, 但就其实质而言, 等级系统的垂直层次可以看作是连续性的^[1]。

处于同一层次的整体元间的相互关系呈对称性。这是因为它们的过程速率相近, 因此, 至少在理论上彼此均可对对方发生作用。但是, 不同等级层次之间的关系是非对称性的。具有慢行为的高层次对于低层次的变化, 反应相对不敏感, 故常可表达为常量, 而低层次的行为较快, 以致于它们的变化信号在高层次得到平滑, 所以可用平均值或稳态特征来描述。层次间的这种非对称性应该看作是双重性的。低层次行为是高层次行为和功能的基础, 而高层次对低层次整体元的行为加以制约^[4,16]。根据等级系统理论, 中数系统的内在组织体可按照频率域或过程速率差异加以分解^[16,23]。中数系统可以通过适当分解而转化为小数系统。因此, 合理地分解系统是应用等级系统理论解决实际问题的关键之一。分解方法是多样的, 但绝非任意的。过程速率(如表示为周期、反应期、发生频率等)是多数系统的最基本特征所在, 因此也是最一般最常见的分解依据。有时, 可以感觉到的边界、结构组分等也可方便地用来分解系统。

6 作为中数等级系统的生态系统

牛顿力学途径久为生态学者沿用, 并一直视为数学生态学(按照E. C. Pielou的定义)或理论生态学(按照R. M. May的定义)的经典方法。R. Pearl, A. J. Lotka, V. Volterra, R. H. MacArthur, R. M. May, J. Maynard-Smith 和E. C. Pielou 都是这一方面的集大成者。虽然这一途径在理论生态学的发展中作用显著, 但对于许多生态系统问题却不宜采用^[1], 统计力学方法在生态学研究中的应用尚少。因为这

方法所研究的对象应具有统计学意义上足够大的组分数目及其随机性, 其应用范围颇为有限。大多数生态系统是中数等级系统。因此, 等级系统理论适宜于生态系统的研究。

多数生态系统可视为巢式等级系统, 故高层次的特征可以通过低层次整体元的行为反映出来。然而, 这绝不是等同于简化论观点, 而是在整体论观点指导下的等级系统分解原理的体现。生态系统具有双重等级系列, 即结构等级和功能等级。结构等级由包含不同生物分类单元的层次组成, 如个体→种群→群落。功能等级则由不同速率的过程层次组成, 如基本功能过程→生态系统功能过程→生物圈功能过程^[1,8]。正因为这种双重等级性的存在, 生态学研究一直有种群-群落(或种类组成-结构)学派和功能-过程学派之分。每个学派各自强调生态系统的两个侧面之一。因为结构层次和功能层次并不一定有一一对应关系(甚至无对应关系或关系复杂), 对同一现象不同学派可得出迥然不同的结论。因此, 研究生态系统时, 应该同时考虑其结构和功能双重等级系统。

生态系统的动态行为是在一系列不同时空尺度上进行的。定义具体生态系统依赖于时空尺度及相对应的过程速率范畴。研究生态系统时, 要根据其目的和性质来确定合理的“观察窗口”。如果这一窗口选择得不适当, 那么或者是观察不到所研究现象的动态行为, 或者只看到其平均特征^[1,8]。这样就不免会导致不合理的结论。实际上, 许多有关生态系统研究方面的争议源于观察者所选择的窗口不同(如生态演替, 生态稳定性等问题)。时空尺度选择问题是近年来生态学(尤其是景观生态学、群落生态学等)中的研究热点之一^[25,26]。尺度既可以是时空的, 又可以是结构和功能方面的。根据等级系统理论, 生态学者必须把研究结果与相应的尺度密切联系起来, 否则这些结果只能是增加更多非错却亦非对的产物。

具有等级结构的生态系统对环境的反应也是与具体尺度或窗口有关的,在某一尺度上,某环境干扰可以为生态系统吸收,但在小尺度上,这一干扰却可能是毁灭性的。这就是说,当干扰服从于较其尺度更大的生态系统的反馈控制时,即可视为生态系统的一部分,这种包容(Incorporation)机制是解释生态系统组织层次生态稳定性的重要基础之一。然而,如果环境干扰的尺度大于生态系统的尺度,那么生态系统就不可能包容之,因此会失去其稳定状态。等级系统理论为研究和理解高度复杂系统的结构、功能及其行为提供了有效途径。该理论在生态学中的应用可有利于解决一些难题。例如,利用等级系统分解原则将生态系统划分成便于研究和观察的组分或亚系统。同时,该理论为统一生态学中不同学派或观点,综合简化论与整体论之优点,进而发展生态学中统一性理论开辟了广阔前景。

参 考 文 献

- Allen, T. F. H. and T. B. Starr, 1982. *Hierarchy: Perspectives for ecological complexity*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 310pp.
- Bertalanffy, L. von, 1975. *Perspectives on general systems theory*. Braziller, New York.
- Glandsdorff, P. and I. Prigogine, 1971. *Thermodynamics of structure: Stability and fluctuations*. Wiley, New York.
- Greene, M., 1969. Hierarchy, one word, how many concepts? In L. L. Whyte, A. G. Wilson, and D. Wilson (eds.), *Hierarchical structures*. Elsevier, New York, pp. 56—58.
- Levins, R., 1973. The limits of complexity. In H. H. Pattee (ed.), *Hierarchy Theory: The challenge of complex systems*. Braziller, New York, pp. 109—127.
- Matsuno, K., 1978. Evolution of dissipative systems: A theoretical basis for Margalef's principle of ecosystem. *J. Theor. Biol.*, 70: 23—31.
- McIntosh, R. P., 1976. Ecology since 1900. In B. J. Taylor and T. J. White (eds.), *Issues and Ideas in America*. Univ. of Oklahoma Press, Norman, pp. 363—372.
- McIntosh, R. P., 1980. The background and some current problems of theoretical ecology. *Syntheses* 43: 195—255.
- McIntosh, R. P., 1987a. Pluralism in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 321—341.
- McIntosh, R. P., 1987b. Book reviews. *Bull. Math. Biol.*, 49: 507—510.
- Mittelbach, G. G. and K. L. Gross, 1986. Community ecology: Back on its feet again? *Ecology*, 67: 1108—1109.
- Naveh, Z., 1987. Biocybernetic and thermodynamic perspectives of landscape functions and land use patterns. *Landscape Ecol.*, 1: 75—83.
- Naveh, Z., 1988. Biocybernetic perspectives of landscape ecology and management. In M. R. Moss (ed.), *Landscape ecology and management*. Polyscience Publ. Inc., Montreal, Canada, pp. 23—34.
- Naveh, Z. and A. S. Lieberman, 1984. *Landscape ecology: Theory and application*. Springer-Verlag, New York.
- Nicolis, G. and I. Prigogine, 1977. *Self-organization in non-equilibrium systems*. Wiley, New York.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262—270.
- Odum, E. P., 1986. Trends expected in stressed ecosystems. *BioScience*, 35: 419—422.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide and T. F. H. Allen, 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, pp. 251.
- Patten, B. C., 1969. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic dynamic aspect. *Ecology*, 40: 221—231.
- Prigogine, I., 1978. Time, structure and fluctuations. *Science*, 201: 777—785.
- Prigogine, I. and G. Nicolis, 1971. Biological order, structure and instabilities. *Quart. Rev. Biophys.*, 4: 107—148.
- Prigogine, I., G. Nicolis and a. Babloyantz, 1972. Thermodynamics and evolution. *Physics Today*, 25: 22—38; 138—144.
- Simon, H. A., 1973. The organization of complex systems. In H. H. Pattee (ed.), *Hierarchy theory: The challenge of complex systems*. pp. 1—28. Braziller, New York.
- Stenseth, N. C., 1984. Why mathematical models in evolutionary ecology? In J. H. Cooley and F. B. Golley (eds.), *Trends in Ecological Research for the 1980s*. Plenum, New York.
- Urban, D. L., R. V. O'Neill and H. H. Shugart, 1987. Landscape ecology. *BioScience*, 37: 119—127.
- Wiens, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecol.*, 3: 385—397.
- Weinberg, G. M., 1975. *An introduction to general systems thinking*. Wiley, New York.